La macrofaune d'invertébrés benthiques des écosystèmes à salinité variable le long des côtes atlantiques de l'Afrique tropicale ; variations de la biodiversité en relation avec les conditions climatiques actuelles (précipitations) et l'histoire climatique régionale

Pierre LE LOEUFF
IRD, Centre de Bretagne, BP 70, F-29280 Plouzané (France)
leloeuff@ird.fr

Le Loeuff P. 1999. — La macrofaune d'invertébrés benthiques des écosystèmes à salinité variable le long des côtes atlantiques de l'Afrique tropicale ; variations de la biodiversité en relation avec les conditions climatiques actuelles (précipitations) et l'histoire climatique régionale. *Zoosystema* 21 (3) : 557-571.

RÉSUMÉ

La biodiversité de la faune benthique margino-littorale ouest-africaine, déterminée à partir d'une étude bibliographique exhaustive, est plus faible sur les côtes où le climat est le plus aride (Mauritanie, Angola) ou relativement sec (Sénégambie, Ghana-Togo-Bénin). Elle est plus forte dans les régions bien arrosées par les pluies (de la Guinée-Bissau au Liberia, du Nigeria au Gabon), ou alimentées par des fleuves puissants (Côte-d'Ivoire, Congo). L'analyse de la composition faunistique sépare aussi les deux types de régions. Les sévères contraintes périodiques sous les climats secs et arides (sursalures, anoxies...), encore accentuées dans les décennies 1970-1980, sont en effet défavorables à l'installation de certaines espèces et communautés, malgré des aptitudes remarquables démontrées comme dans le cas du bivalve *Senilia senilis* sur le banc d'Arguin (Mauritanie). Cette situation est aussi la conséquence des événements paléoclimatiques du Quaternaire ; en période de grande sécheresse, les espèces ont pu trouver refuge dans les aires littorales plus humides : de la Guinée à la Côte-d'Ivoire, d'une part, du Nigeria au Congo d'autre part.

MOTS CLÉS
Atlantique oriental tropical, milieux margino-littoraux, faune benthique, biodiversité, pluviométrie, paléoclimats.

ABSTRACT

The benthic macrofauna of the variable salinity waters ecosystems along the Atlantic coast of tropical Africa; biodiversity variations with the current climatic conditions (rainfall) and the regional climatic history.

The West African margino-littoral benthic fauna biodiversity, defined from an exhaustive bibliographical study, is lower in arid (Mauritania, Angola) or subarid climates (Senegambia, from Ghana to Benin) and higher in humid regions (from Guinea-Bissau to Liberia and from Nigeria to Gabon) or in regions with large rivers (Ivory Coast, Congo). Under arid and dry climates, periodical severe conditions (high salinity, anoxia...), dramatically increased during the 1970-1980 decades, are not favourable to the settlement of species and communities, despite the remarkable adaptative response of some species like the bivalve *Senilia senilis* on the Banc d'Arguin (Mauritania). This situation is also the consequence of Quaternary palaeoclimatic events; during the driest periods, species may have survived in refuges found on the still humid climate coasts, from Guinea to Ivory Coast and from Nigeria to Congo.

KEY WORDS
Eastern tropical Atlantic, margino-littoral systems, benthic fauna, biodiversity, rainfall, palaeoclimates.

INTRODUCTION

Les lagunes, les estuaires et les mangroves de l'Afrique de l'Ouest sont des écosystèmes à salinité variable, saumâtres ou sursalés. On parlera de domaine margino-littoral. Ce terme, proposé par Lévy (1970) et repris par Lang et Paradis (1977) ainsi que par Zabi et Le Loeuff (1992), a été critiqué, non sans arguments, par Plaziat (1982), surtout quand il s'agit de paléo-milieux. Il est cependant employé dans ce texte par commodité et en raison de son caractère évocateur. La faune tropicale d'invertébrés benthiques margino-littoraux ouest-africains occupe les côtes comprises entre le cap Blanc (Mauritanie) au nord et le cap Frio (frontière Angola-Namibie) au sud (Fig. 1). Au-delà de ces limites, la présence de conditions environnementales défavorables sur le littoral des déserts du Sahara et de Namibie (côtes battues, accores, présence d'un upwelling permanent) ne permet plus à cette faune de rencontrer les biotopes où elle pourrait s'installer : les brachyoures *Panopeus africanus* A. Milne Edwards, 1867 et *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) sont les seuls à avoir une répartition atteignant le Sud-Portugal, celle du gastropode *Natica marochiensis* Gmelin, 1790 remontant jusqu'au Maroc.

De précédentes études (Zabi & Le Loeuff 1992, 1993 ; Le Loeuff & Zabi 1993 ; Le Loeuff 1999) ont déjà mis en évidence des disparités dans la répartition de nombreuses espèces, certains secteurs n'abritant qu'une fraction limitée de la faune (estuaires et lagunes du Sénégal, du Ghana, du Bénin) alors que d'autres sont nettement plus riches (estuaires des rivières de la Sierra Leone, lagune Ébrié en Côte-d'Ivoire, estuaires du Wouri au Cameroun et du fleuve Congo). Cette répartition, observée aujourd'hui, est le résultat de l'interaction entre les conditions climatiques actuelles et les événements paléoclimatiques.

L'approvisionnement en eau des milieux margino-littoraux par les pluies et les rivières est l'un des facteurs les plus importants parmi ceux dont dépendent les conditions de vie des peuplements benthiques (Monteillet & Plaziat 1979), en agissant directement sur la salinité, la concentration en oxygène, la turbulence, le taux de matière organique et minérale en suspension ; l'état de plus ou moins forte dessiccation des sédiments sur les hauts-fonds dépend également de l'intensité et de la durée des saisons sèches et humides...

La pluviométrie est l'un des paramètres climatiques les mieux suivis depuis de nombreuses années en Afrique de l'Ouest et de nombreuses études paléoclimatiques ont permis d'acquérir des connaissances relativement précises sur son évolution au cours du quaternaire.

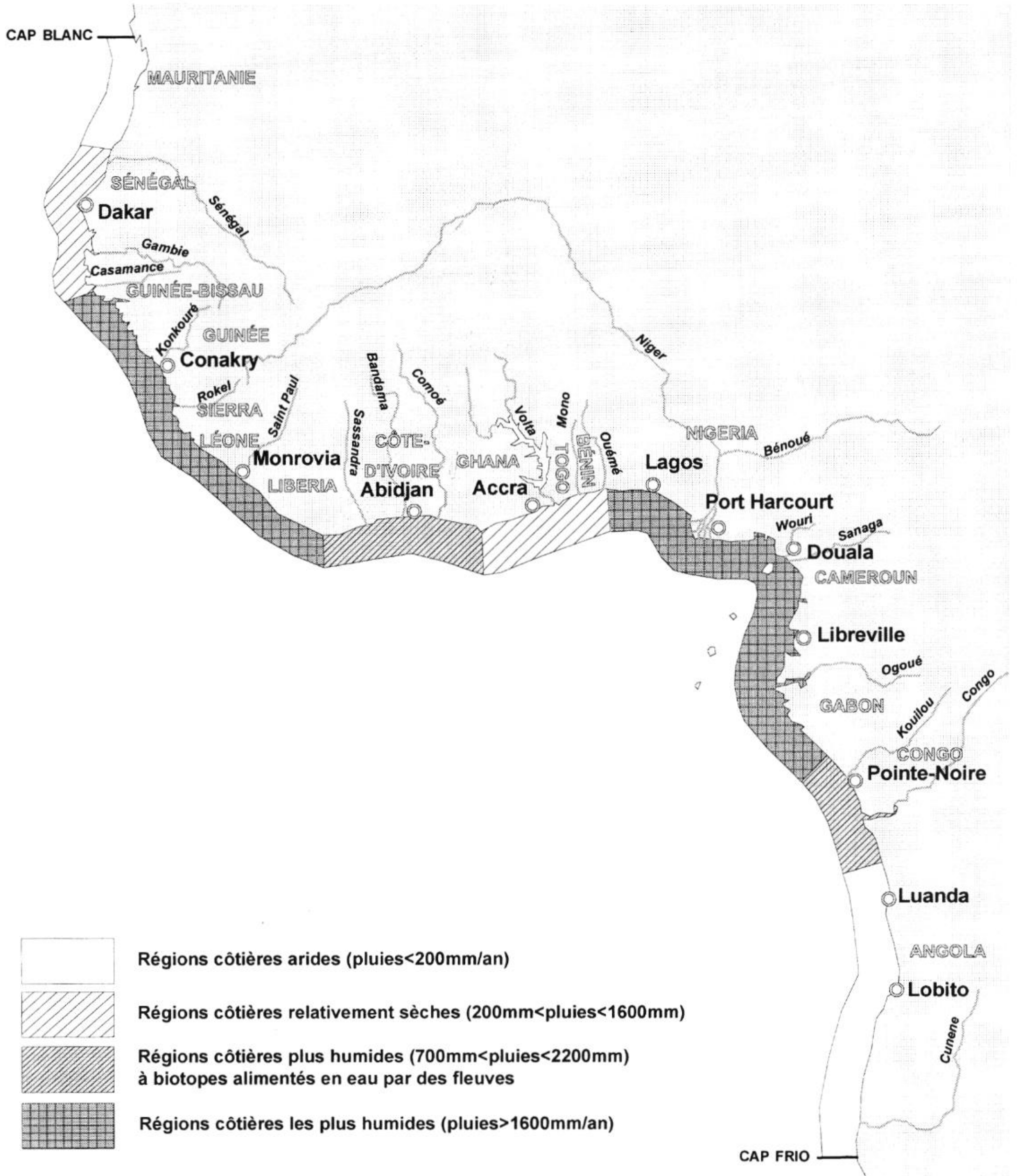


FIG. 1. — Le littoral atlantique tropical de l'Afrique avec indication des huit provinces climatiques déterminées par le niveau des précipitations (moyennes annuelles).

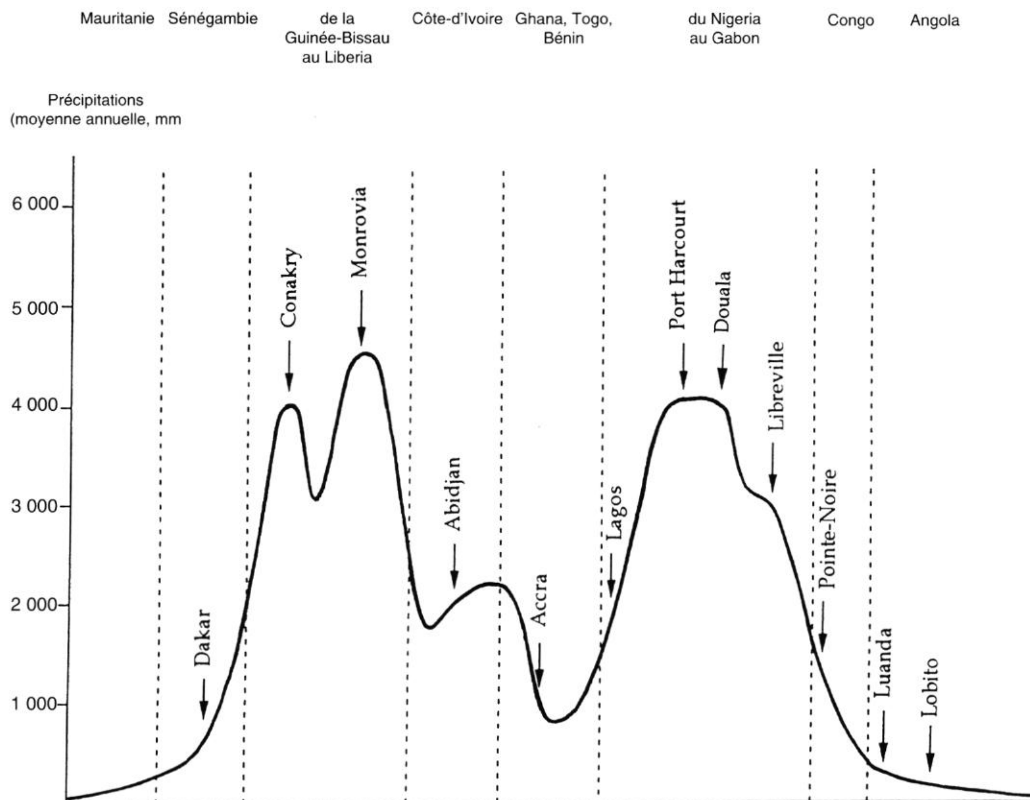


FIG. 2. — Courbe des précipitations moyennes annuelles le long du littoral atlantique tropical de l'Afrique (d'après la carte de L'Hôte et Mahé 1996). Les différentes provinces climatiques sont limitées par des pointillés.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'étudier la répartition des espèces benthiques appartenant aux groupes zoologiques les mieux connus, annélides polychètes, crustacés pagurides et brachyoures, mollusques gastéropodes et bivalves. L'essentiel de la littérature consacrée à la systématique de ces groupes en Afrique de l'Ouest, depuis la fin du XIXe siècle, a été examiné. Les publications les plus complètes sont celles de Augener (1918), Zabi & Le Loeuff (1994) pour les polychètes, de Forest (1956, 1958, 1966) pour les pagures, de Manning & Holthuis (1981) pour les brachyoures, de Cosel (en préparation) pour les mollusques bivalves. L'inventaire bibliographique de Bouchet *et al.* (1982) sur la malacologie ouest-africaine a été très utile pour consulter une littérature abondante et dispersée. Les études d'écologie des populations et des peuplements (références dans Zabi & Le Loeuff 1992, 1993) ont également été analysées.

Il ressort de ce travail de recherche bibliographique que, depuis la fin du XIXe siècle, de nombreux naturalistes ont parcouru le littoral atlantique de l'Afrique tropicale pour réaliser leurs récoltes, si bien qu'on ne connaît guère de régions qu'ils aient laissées inexplorées. Les travaux d'écologie menés sur les écosystèmes à salinité variable restent encore trop peu nombreux. Les littoraux de la Sénégambie, de la Sierra Leone, de la Côte-d'Ivoire, du Nigeria, du Cameroun, du Congo et à un moindre degré de la Guinée et du Ghana ont été les mieux étudiés

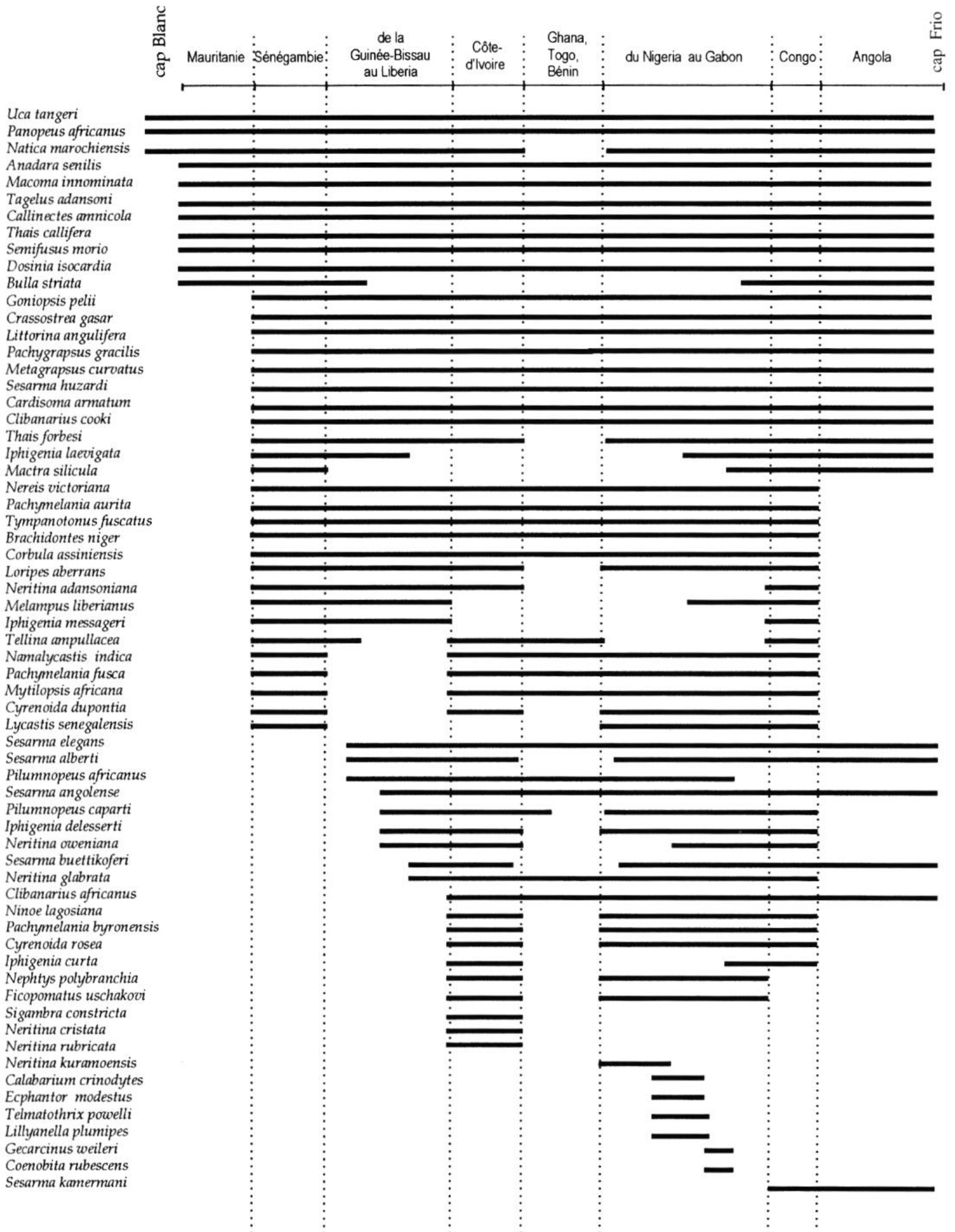


FIG. 3. — Les 64 espèces benthiques margino-littorales (annélides polychètes, crustacés brachyoures et pagurides, mollusques gastropodes et bivalves) et leur répartition le long du littoral atlantique tropical de l'Afrique.

alors que les connaissances sur les estuaires, les lagunes et les mangroves du Liberia, du Gabon et de l'Angola restent encore très insuffisantes.

Toute la faune vivant exclusivement ou presque en milieu margino-littoral et appartenant aux groupes zoologiques retenus, soit au total 64 espèces, fait l'objet de cette étude ; n'ont pas été pris en compte les invertébrés franchement marins ni les invertébrés continentaux, plus ou moins euryhalins, susceptibles de pénétrer dans ces écosystèmes et de s'y installer de façon temporaire (intrusions de plus ou moins longue durée) comme l'a observé Gomez (1978) en lagune Ébrié.

À partir des travaux de Leroux (1983) sur le climat de l'Afrique tropicale et de la carte des précipitations en Afrique de l'Ouest et centrale de L'Hôte et Mahé (1996), il a été possible de tracer une courbe des précipitations moyennes annuelles le long du littoral de l'Afrique occidentale tropicale (Fig. 2). Huit régions côtières ont été distinguées en fonction du régime des pluies, des plus arides (Mauritanie et Angola), aux plus arrosées (de la Guinée-Bissau au Liberia d'une part, du Nigeria au Gabon d'autre part).

La répartition des 64 espèces a été représentée en fonction des divisions régionales (Fig. 3).

Une analyse factorielle des correspondances portant sur la présence (notée 1) ou l'absence (notée 0) des espèces dans chaque région, a été réalisée pour évaluer les différences et ressemblances entre régions, compte tenu de la composition de leur faune.

OBSERVATIONS

Données climatiques

La symétrie de la courbe des précipitations le long du littoral ouest-africain (Fig. 2) est remarquable. En partant du nord ou du sud on passe d'un climat désertique à un climat aride, puis humide, la pluviométrie devenant plus médiocre dans la région centrale. Cette situation doit être rapprochée de celle qui est observée en mer sur ce littoral. La présence de remontées d'eau froide saisonnières (upwellings) caractérise certaines régions : de la Mauritanie à la Guinée-Bissau au nord, de l'Angola au Sud-Gabon au sud, de la Côte-d'Ivoire au Bénin au centre ; en revanche, les côtes de la Guinée au Liberia d'une part, du Nigeria au Nord-Gabon d'autre part sont baignées par des eaux toujours chaudes, qui subissent de fortes dessalures en saison des pluies (Intès & Le Loeuff 1984 ; Le Loeuff & Cosel 1998). Les frontières climatiques s'identifient donc sensiblement dans les deux systèmes : il est bien connu que les régions tropicales arides et sèches sont bordées de côtes à upwellings alors que des eaux chaudes se rencontrent en permanence sur les côtes des régions les plus humides.

Cette courbe des précipitations littorales met aussi clairement en évidence le cas de la Côte-d'Ivoire qui reçoit des précipitations plus abondantes que le Ghana, le Togo et le Bénin, les grandes lagunes ivoiriennes étant ainsi bien alimentées en eau par des rivières côtières et par de puissants fleuves à régime sahélien (Comoé, Bandama). Quant au littoral congolais, il ne doit pas seulement être considéré du seul point de vue des précipitations car il est sous l'influence des apports fluviatiles du Congo qui se situent, par leur volume (75 000 m^3/s), immédiatement après ceux de l'Amazone (200 000 m^3/s).

Analyse faunistique

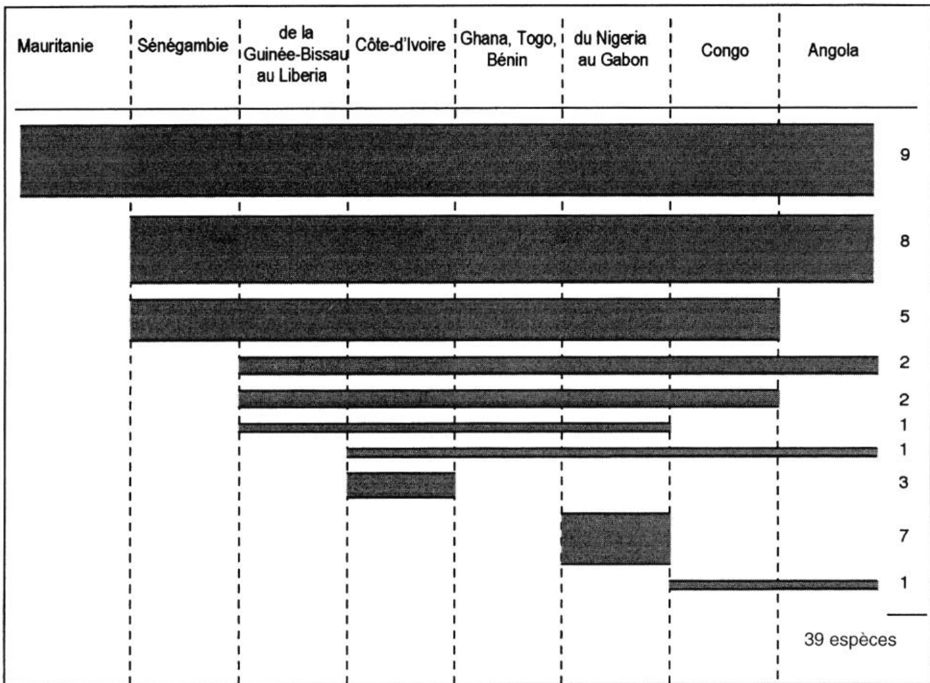
La répartition de chacune des espèces considérées est tirée de la Figure 3 et l'examen des diagrammes (Fig. 4) permet de mettre en évidence deux modes de répartition :

– la Figure 4A regroupe les espèces à répartition continue, plus ou moins étendue, de nombreuses espèces ne colonisant pas les zones arides ou sèches aux extrémités nord ou sud, certaines restant inféodées à des biotopes particuliers (lagune Ébrié en Côte-d'Ivoire, lagune de Lagos et delta du Niger au Nigeria, estuaires du Cameroun) ;

– la Figure 4B rassemble les espèces à répartition discontinue (phénomène de disjonction) ; on observe, en ce qui concerne ces espèces, que 21, sur un total de 25, ne sont pas connues de la région centrale du golfe de Guinée (Ghana-Togo-Bénin).

Au total (Fig. 5), le secteur dont la richesse spécifique est la plus élevée (nombre d'espèces) se situe du Nigeria au Gabon, suivi du Congo, puis de la Côte-d'Ivoire et enfin de la Guinée-Bissau-Liberia. La Sénégambie, le littoral Ghana-Togo-

A



B

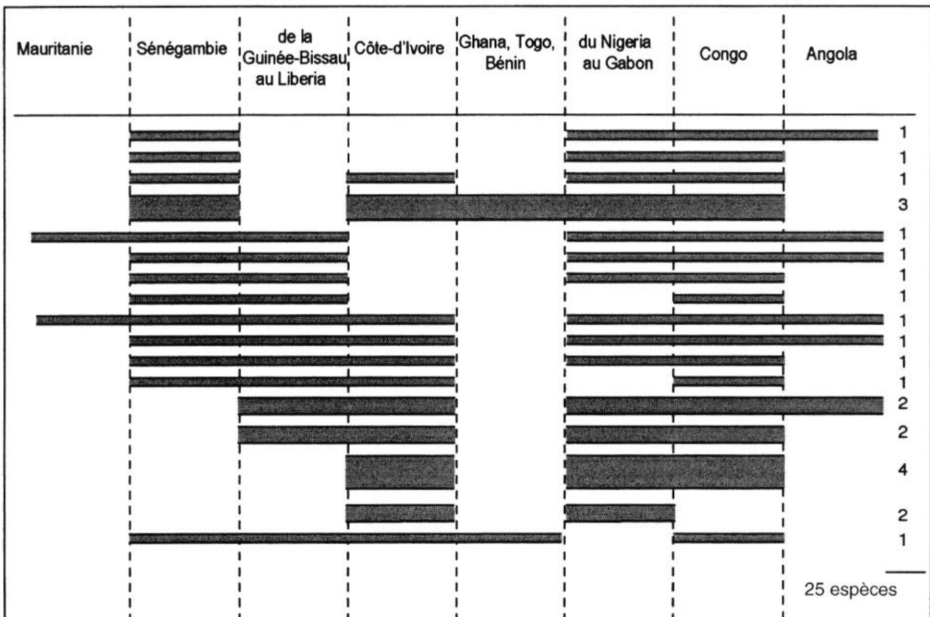


FIG. 4. — Différents types de répartition géographique chez les espèces benthiques margino-littorales ouest-africaines. Les valeurs indiquées verticalement sur la droite représentent le nombre d'espèces ayant le même type de répartition ; **A**, répartitions continues ; **B**, répartitions discontinues (disjonctions).

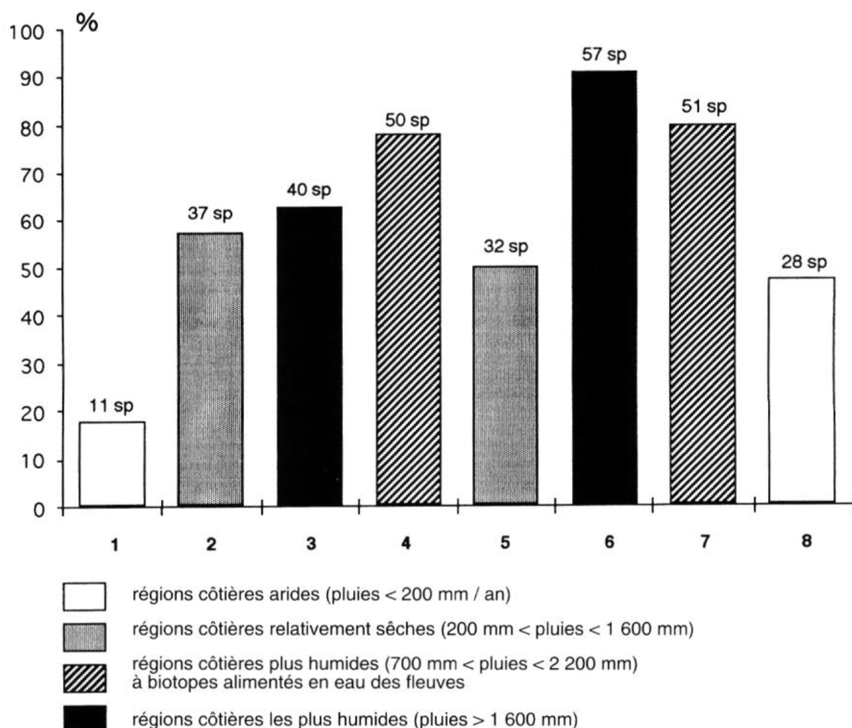


FIG. 5. — Expression de la richesse faunistique : % du nombre total des espèces margino-littorales ouest-africaines présentes dans chacune des huit régions climatiques. Les valeurs indiquées au-dessus de chaque élément de l'histogramme correspondent au nombre d'espèces signalées. **1**, Mauritanie; **2**, Sénégambie; **3**, de la Guinée-Bissau au Liberia; **4**, Côte-d'Ivoire; **5**, Ghana-Togo-Bénin; **6**, du Nigeria au Gabon; **7**, Congo; **8**, Angola.

Bénin, l'Angola et surtout la Mauritanie ont une richesse faunistique nettement décroissante.

L'étude de la composition faunistique régionale par l'analyse des correspondances (Fig. 6) oppose sur l'axe 1 les biotopes des régions arides et sèches à ceux des provinces bien arrosées par les pluies ou bien alimentées en eau douce par les fleuves. L'ordination ainsi obtenue est très semblable à celle observée sur l'échelle des richesses faunistiques (valeur du coefficient de corrélation de rang de Spearman liant les deux distributions r_s = 0,952, significatif au seuil 0,002). Malgré toute la distance qui les sépare (au moins 6 000 km), les faunes margino-littorales de Mauritanie et d'Angola apparaissent relativement proches l'une de l'autre : on constate en effet que les 11 espèces, pour la plupart ubiquistes, qui atteignent la Mauritanie, figurent toutes parmi les 28 espèces signalées en Angola (Fig. 3). D'une façon plus générale on constate que les « distances faunistiques » entre régions (évaluées ici par les écarts entre coordonnées sur l'axe 1 de l'analyse des correspondances) sont quasi indépendantes des distances géographiques ; la valeur du coefficient de rang de Spearman appliqué à l'une ou l'autre des précédentes ordinations et à celle des régions classées de un à huit du nord au sud est faible (r_s = 0,333) et non significative.

DISCUSSION

Cette étude oppose donc, aussi bien dans l'expression de la richesse que dans celle de la composition faunistique, deux aspects de la biodiversité, les milieux à forte pluviosité (de la

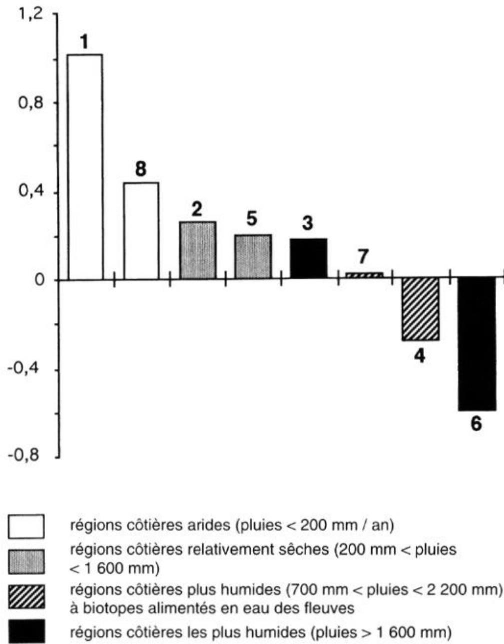


FIG. 6. — Expression des différences faunistiques entre régions ; analyse des correspondances portant sur les présences-absences des espèces ; ordination selon les valeurs des coordonnées sur l'axe 1 (29,8 % de la variance totale). Voir légende Figure 5 pour la désignation des régions côtières (1 à 8).

Guinée-Bissau au Liberia et du Nigeria au Gabon) ou abondamment approvisionnés en eau douce par les fleuves (lagunes ivoiriennes où se déversent des fleuves à régime hydrologique sahelo-soudanien comme la Comoé ; estuaire du Congo et le littoral environnant), à ceux des régions arides (Mauritanie, Angola) ou au moins relativement sèches (Sénégambie, du Ghana au Bénin).

Sous les climats les plus secs, les organismes benthiques sont soumis à de sévères contraintes environnementales. En voici quelques exemples.

Dans ces mileux, les pluies ne tombent qu'une fois dans l'année, avec une forte variabilité interannuelle ; de ce fait, les fluctuations saisonnières de salinité peuvent être fortes, de l'ordre de 30 psu, voire davantage ; c'est le cas dans certaines petites lagunes du Ghana où le cordon littoral peut se fermer en saison sèche, isolant la lagune de la mer, avec pour conséquence une sursalure rapide des eaux à 50 psu et la disparition de certaines populations d'invertébrés benthiques comme celle du bivalve *Senilia senilis* (Linné, 1758) pourtant réputé pour sa résistance aux variations hydroclimatiques (Yankson 1982).

Des phénomènes d'anoxie peuvent également se produire de façon régulière comme ceux signalés par Maslin (1986) dans le lac Ahémé au Bénin, qui viennent perturber les populations du petit lamellibranche *Corbula assiniensis* Chaper, 1885. La baisse rapide de la concentration en oxygène dissous a lieu durant la saison sèche (décembre à mars) quand la salinité atteint son maximum (24 psu au sud du lac) ; elle est la conséquence de la dégradation de la matière organique produite par la forte poussée phytoplanctonique de la saison humide (octobre-novembre) qui est liée à l'apport de sels nutritifs par les rivières.

Les espèces benthiques qui vivent sur les sédiments de la mangrove sont bien adaptés aux phénomènes de dessiccation. Ainsi, selon Oyenekan (1979), au début de la saison sèche, dans la lagune de Lagos, le gastropode melaniidé *Pachymeania fusca* Gmelin, 1790 se réfugie à l'ombre des arbres et s'enfouit dans la vase ; il est ainsi capable de survivre à trois à cinq mois d'assèchement. Ce mollusque n'est cependant pas présent dans la mangrove qui persiste dans un état dégradé dans le bas estuaire du fleuve Sénégal, où la période de basses eaux dure de huit à neuf mois (Monteillet & Rosso 1977 ; Ausseuil-Badié & Monteillet 1985).

Il est vrai également que dans les régions bien arrosées la forte turbidité des rivières en crue au cours de la saison des pluies peut entraîner de fortes mortalités parmi les populations de filtreurs. Ainsi, dans des estuaires de Sierra Leone (Hunter 1969 ; Kamara 1982) et du Nigeria (Sandison 1966), on a observé une disparition presque totale de populations de l'huître *Crassostrea gasar* (Dautzenberg, 1891) qui semble due, d'après ces auteurs, essentiellement aux charges minérales très élevées mises en suspension par de puissants courants, accompagnés de tourbillons, qui viennent inhiber les mécanismes de l'alimentation chez ce bivalve, plutôt qu'à une baisse de la salinité. Le même phénomène vient également perturber la population du polychète serpulide *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960)

dans la zone portuaire de Lagos (Hill 1967). Mais, dans les écosystèmes des régions humides, ces populations peuvent rapidement se reconstituer ; les biotopes ayant subi des dommages sont bientôt recolonisés par le transport de larves pélagiques à partir de zones restées intactes qui servent de réservoirs.

Au cours des décennies 1970-1980, l'Afrique occidentale tropicale a subi une longue période de sécheresse qui a fortement pénalisé la faune margino-littorale, notamment là où ses conditions d'existence étaient déjà difficiles, comme au Sénégal. Dans le delta du Saloum (Élouard & Rosso 1977 ; Bouchet 1977), de même que dans la lagune de Fadioute (Élouard 1974), on ne rencontre que les peuplements à *Littorina angulifera-Crassostrea gasar-Brachidontes niger* (Gmelin, 1791) en épifaune sur les palétuviers, à *Senilia senilis-Tagelus adansoni* (Bosc, 1801) dans les chenaux, ces peuplements marquant le passage des écosystèmes océaniques aux écosystèmes margino-littoraux en Afrique de l'Ouest. Les communautés qui sont rencontrées d'ordinaire plus en amont, à *Corbula assiniensis* ou *Pachymelania aurita* Müller, 1773 (Le Loeuff & Zabi 1993), sont absentes ici. Dans le delta et la basse vallée du fleuve Sénégal, on retrouve les peuplements qui marquent le passage du marin au margino-littoral, ainsi que plus en amont le peuplement oligohalin à *Corbula assiniensis* et *Iphigenia messageri* (Preston, 1909), selon Monteillet et Rosso (1977). Mais, dans cet écosystème du fleuve Sénégal, Ausseuil-Badié et Monteillet (1985) observent entre 1972 et 1982, en relation avec la baisse du débit du fleuve et la remontée haline de plus en plus prononcée vers l'amont, une réduction de la communauté à *Corbula-Iphigenia* et le progrès en amont de la communauté du contact avec l'océan.

La situation est encore plus extrême dans la Casamance où, dès 1978, Monteillet et Plaziat (1980) relèvent que ces mêmes peuplements de contact remontent loin en amont, à plus de 100 km de l'embouchure et qu'au-delà subsiste une faune oligohaline peu diversifiée à *Pachymelania aurita* et *Neritina adansoniana*. Par la suite, au cours de la décennie 1980, le phénomène de sursalure s'accentue et la Casamance devient un milieu hyperhalin avec, par exemple, un seuil maximal de sursalinité à 170 psu situé à 230 km de la mer (en 1980 il n'atteignait que 50 psu, à 140 km en amont). Une faune marine occupe alors les 60 derniers kilomètres du cours et une faune d'estuaire appauvrie lui succède au-delà (Pagès & Debenay 1987 ; Pagès *et al.* 1987).

Toutes ces observations tendent donc à montrer que la biodiversité de la faune margino-littorale de l'Afrique occidentale tropicale régresse le long d'un gradient allant des milieux les mieux approvisionnés en eau douce aux plus arides, dans les échelles spatiales et temporelles ; et ce, malgré l'adaptation des espèces à des conditions environnementales très fluctuantes.

Un exemple particulièrement frappant de ces capacités adaptatives de certains invertébrés benthiques margino-littoraux est fourni par le bivalve *Senilia senilis*. Signalé dans toute la zone tropicale ouest-africaine sur des bancs de sable, sable vaseux ou vase sableuse où il peut constituer des populations importantes et très souvent exploitées (Sénégal, Sierra Leone, Côte-d'Ivoire, Bénin, Nigeria), ce mollusque est connu pour ses capacités de résistance à l'exondation, à la sursalure (au moins jusqu'à 55 psu), et à la désoxygénation des eaux : son haemolymphe contient deux types d'hémoglobine, d'où l'appellation de « *bloody cockle* », qui lui permettent de maintenir sa respiration à un niveau suffisamment élevé lorsque la tension d'oxygène baisse considérablement dans le biotope (Djangmah & Wood 1977 ; Djangmah *et al.* 1978, 1980). La limite nord de l'extension de l'espèce est le banc d'Arguin en Mauritanie où vit une population isolée, vraisemblablement sans contact avec celle de la lagune de Fadioute au Sénégal, la plus proche, mais à quelques 600 km au sud. Le site du banc d'Arguin était situé, de 8 500 à 6 100 ans BP (Moore 1990), dans une zone arrosée. Des cours d'eau y débouchaient et on peut penser que l'ensemble fonctionnait comme un estuaire dont on relève encore des traces au plan biologique : il subsiste des vestiges de mangrove et, outre *Senilia*, on observe d'importantes populations de poissons typiquement laguno-estuariens comme les tilapias (Sevrin-Reyssac & Richer de Forges, 1985) à côté d'autres espèces euryhalines (*Mugil, Liza, Elops*), hôtes habituels des milieux tropicaux saumâtres (Albaret 1992) ; enfin, le maigre ou courbine, *Argyrosomus regius* Asso, 1801

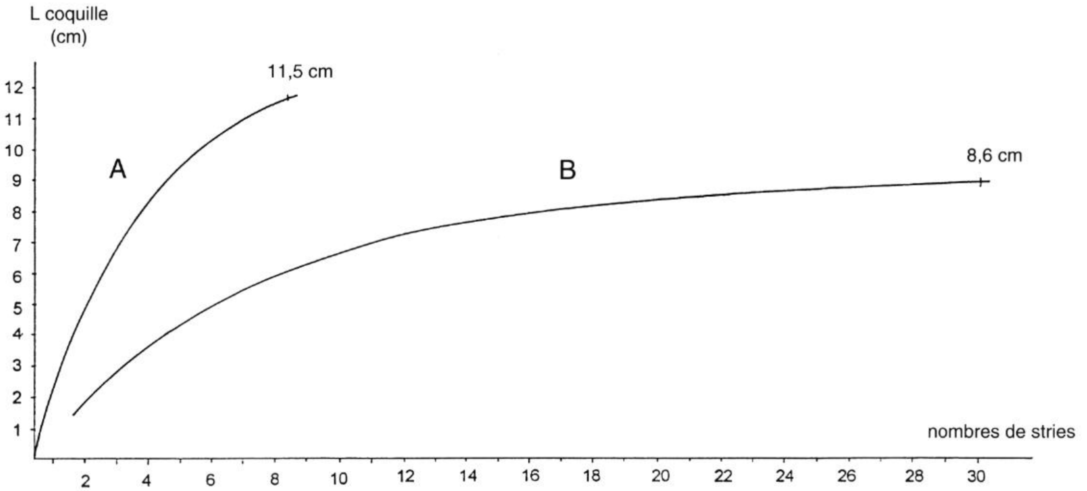


FIG. 7. — Courbes de croissance de *Senilia senilis* (longueur de la coquille) ; **A**, dans l'estuaire de la Sierra Leone River (d'après Okera 1976) ; **B**, sur les hauts-fonds littoraux du banc d'Arguin, Mauritanie (d'après Wolff *et al.* 1987) ; une strie de croissance correspond à une année.

continue de se reproduire sur le banc d'Arguin (Tixerant 1974), alors que ce Sciaenidae est connu pour avoir ses aires de reproduction et de ponte en estuaire (par exemple en Gironde). Depuis des milliers d'années, *Senilia senilis* a donc réussi à se maintenir dans des sables littoraux du banc d'Arguin, exondés à marée basse et dans des conditions de sursalure fréquentes (jusqu'à 55 psu). Mais l'on constate que l'espèce a profondément modifié son cycle de vie par rapport à ce que l'on observe au centre de l'aire de répartition (Wolff *et al.* 1987) ; la longévité est prolongée, la croissance plus lente, la taille maximale plus faible (Fig. 7) ; la reproduction et le recrutement sont irréguliers et doivent dépendre de l'arrivée de fortes pluies (rares et irrégulières) susceptibles de faire baisser notablement la salinité sur les hauts-fonds, jusqu'à formation d'eaux saumâtres.

Ces dernières observations viennent une nouvelle fois souligner l'importance de la pluviométrie dans l'écologie des populations et peuplements des milieux à salinité variable ouest-africains. Cette influence ne doit cependant pas être considérée sur une courte période, mais dans une perspective paléogéographique. La situation observée aujourd'hui est surtout la conséquence de phénomènes paléoclimatiques régionaux qui ont contribué à modeler les caractères de la faune margino-littorale actuelle.

À partir de l'Oligocène supérieur et durant le Néogène (Lozouet 1986), la faune marine qui peuple aujourd'hui le plateau continental de l'Afrique occidentale tropicale se met en place ; elle succède à l'ancienne faune de la Téthys pantropicale avec des affinités nettement plus tempérées et une biodiversité appauvrie, conséquence de la détérioration climatique qui a lieu à cette période. Elle appartient alors à une vaste province faunistique qui s'étend du nord de la France jusqu'à l'Angola. On constate en effet, au niveau des genres et sous-genres, une affinité de la faune malacologique ouest-africaine actuelle avec celles du Miocène du Bassin aquitain et surtout du Pliocène de l'Italie du Nord (Cosel 1993 ; Le Loeuff & Cosel 1998). La plupart des invertébrés rencontrés dans les écosystèmes margino-littoraux appartiennent à des familles faunistiques marines. Il est vraisemblable que les espèces actuelles viennent également occuper les milieux à salinité variable à cette période.

Ces événements du Néogène peuvent expliquer le caractère très régional de la faune margino-littorale ouest-africaine. À l'exception de quelques annélides polychètes cosmopolites (*Sigambra constricta* Southern, 1921 ; *Namaly-*

castis indica Southern, 1921 ; *Nephtys polybranchia* Southern, 1921 ; *Hydroides dianthus* Verril, 1873) signalés dans des milieux similaires de l'Indo-Pacifique, du brachyoure *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) qui vit également sur le littoral du Pacifique occidental, des brachyoures *Pachygrapsus transversus, Pachygrapsus gracilis* (de Saussure, 1858), des gastropodes *Littorina angulifera* Lamarck, 1822 et *Semifusus morio* Linné, 1758 qui fréquentent les mangroves des deux côtés de l'Atlantique, les autres invertébrés ne peuplent que les écosystèmes ouest-africains. Par ailleurs, cette faune présente une faible diversité spécifique si on la compare à celle de l'Indo-Ouest Pacifique et même à certaines régions de l'Atlantique occidental tropical comme les Caraïbes, où l'on dénombre par exemple une dizaine d'espèces de brachyoures (Jones 1984) et une vingtaine de mollusques (Plaziat 1984) de plus qu'en Afrique de l'Ouest. Selon Eckman (1953), la détérioration climatique au Pliocène a seulement concerné la province atlantique orientale, épargnant l'Atlantique occidental.

Les paléoclimats de l'ouest africain au Quaternaire récent sont relativement bien connus. De 30 000 à 20 000 ans BP s'observe une phase climatique humide avec des températures plus basses et des précipitations un peu plus fortes qu'aujourd'hui (Servant & Servant-Vildary 1980 ; Perrot & Street-Perrot 1982 ; Maley 1983). De 20 000 à 15 000 ans BP une aridité générale s'installe sur l'Afrique de l'Ouest avec une baisse des températures d'au moins 4 °C ; le lac Tchad disparaît ainsi que les rivières de Mauritanie et du Sénégal (Van Zidderen Baker 1982); il s'agit de la phase pléni-glaciaire du Würm qui atteint son intensité maximale vers 18 000 ans BP quand le niveau de la mer descend jusqu'à – 110 m. L'étendue de la forêt tropicale humide se réduit à l'extrême et elle ne peut se maintenir que dans quelques zones particulièrement bien arrosées comme le littoral du Cameroun (Maley 1987). À partir de 12 000 ans BP l'humidité augmente ; la forêt dense humide réapparaît autour de 8 500 ans BP là où elle existe aujourd'hui (Maley 1987) ; les réseaux fluviatiles se reconstituent au Sahara comme on l'a vu plus haut et le lac Tchad atteint sa plus grande extension vers 6 000 ans BP (Servant 1983) ; c'est aussi de cette période que date la formation des lagunes ivoiriennes (Tastet & Guiral 1994). Depuis lors la tendance climatique globale va vers une plus grande sécheresse avec une avancée du Sahara au détriment de la ceinture sahélienne, le niveau de la mer ne variant pas au-delà de + 2 m à – 3 m (Diop 1990 ; Tastet & Guiral 1994). Selon Élouard (1974), on retrouve au Sénégal, dès 5 500 ans BP, dans la lagune aujourd'hui fossile de Mbodiène, les mêmes peuplements benthiques que ceux qui occupent la lagune de Fadioute toute proche (à une dizaine de kilomètres au nord) au début des années 1970. On notera que l'épisode glaciaire du Würm est le dernier en date de ceux qui ont eu lieu au cours du Quaternaire, répétant, on peut le supposer, une succession de détériorations climatiques plus ou moins accentuées, avec le même type de conséquences sur la flore et la faune.

De précédentes études portant sur d'autres peuplements, végétaux aussi bien qu'animaux (mammifères, oiseaux, amphibiens, papillons) ont montré l'existence en Afrique de régions où la faune est particulièrement riche et l'endémisme fort (Carcasson 1964 ; Hamilton 1976 ; Diamond & Hamilton 1980 ; Mayr & O'Hara 1986) : il s'agit de la Guinée-Sierra Leone, du Nigeria-Cameroun, du Zaïre oriental. Dans ces régions où les variations climatiques auraient été moins sensibles, la forêt se serait maintenue au cours du Quaternaire et elle aurait servi de refuge aux espèces animales et végétales (Hamilton 1976). Selon Mayr & O'Hara (1986), l'un des meilleurs arguments à l'appui de cette hypothèse de zone refuge est l'existence d'espèces ayant une distribution disjointe. Les conclusions de l'étude de Cumberlidge (1999) sur les crabes d'eau douce de l'Afrique de l'Ouest expliquent la distribution de ces espèces en prenant en considération non seulement les conditions hydroclimatiques actuelles mais aussi l'hypothèse que des blocs forestiers se maintiennent à l'est et à l'ouest du golfe de Guinée. Hugueny et Lévêque (1994), dans leur travail sur la zoogéographie des poissons des fleuves et rivières d'Afrique de l'Ouest, distinguent quatre grandes régions d'après la nature de leurs peuplements ichtyolo-

giques : la « *Lower Guinean region* » (Cameroun-Gabon), l'« *Upper Guinean region* » (Guinée-Sierra Leone-Liberia), la « Sudanian region » (de la Sénégambie au Nigeria) et l'« Eburneo-Ghanean region » (Côte-d'Ivoire et Ouest-Ghana). Ils interprètent leurs résultats en émettant eux aussi l'hypothèse de l'existence de zones refuges pour la faune ichtyologique continentale dans les régions guinéennes occidentale (« *upper* ») et orientale (« *lower* »), mais aussi dans la région ivoiro-ghanéenne. Cette dernière est également considérée par Hamilton (1982) comme refuge pour les oiseaux, bien que de moindre impor-tance que les deux autres régions guinéennes à l'est et à l'ouest. De plus, c'est dans cette même région qu'un fort endémisme des mollusques d'eau douce, au niveau générique, a été mis en évidence par Van Damme (1984).

Les observations sur la répartition des espèces benthiques des milieux margino-littoraux de l'Afrique de l'Ouest concordent donc, dans l'ensemble, avec les résultats de toutes ces études sur les groupes zoologiques peuplant les écosystèmes continentaux ouest-africains et avec la biogéographie de leurs peuplements. Si l'on considère les trois caractéristiques de la richesse faunistique, de l'endémisme et de la discontinuité de répartition (disjonctions), notre étude met en évidence, sur le littoral tropical atlantique de l'Afrique, un type de milieux où la faune margino-littorale rencontre les meilleures conditions d'existence et où l'on peut penser qu'elle a subsisté au long des événements paléoclimatiques défavorables du quaternaire ; on le rencontre d'une part sur les côtes de la Guinée-Bissau à la Côte-d'Ivoire, et, d'autre part, sur celles du Nigeria au Congo. Des repeuplements, avec dispersion des espèces margino-littorales à partir d'estuaires, de lagunes ou de mangroves littorales de ces régions ont pu se faire par la mer ; dans le golfe de Guinée, il arrive que les fortes pluies de la saison humide et les crues des rivières fassent fortement baisser, ne serait-ce que de façon temporaire, la salinité des eaux marines les plus côtières, et poussent les eaux de ces environnements margino-littoraux vers le large (crues, rupture de cordons littoraux fermant les lagunes), favorisant la dispersion d'espèces à stades larvaires euryhalins.

Un travail analogue, mené sur la répartition des espèces marines du plateau continental de l'Afrique de l'Ouest (Le Loeuff & Cosel 1998) met en évidence des limites faunistiques qui coïncident avec les frontières hydrologiques dans la zone océanique tropicale, entre le cap Blanc et le cap Frio et qui s'identifient sensiblement à celles-ci. Dans ce cas, la biodiversité la plus forte a été rencontrée au large de la Mauritanie, de la Sénégambie et de l'Angola et, à un moindre degré, le long du littoral entre la Côte-d'Ivoire et le Bénin. La faune marine ouest-africaine est donc plus pauvre sur les côtes baignées par des eaux toujours chaudes et périodiquement dessalées, plus favorables, en revanche, à la présence des espèces margino-littorales.

RÉFÉRENCES

Albaret J. J. 1992. — Mugilidae, *in* Lévêque C., Paugy D., Teugels G. G. (eds), Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest, Tome 2. *Faune tropicale* 28 : 780-788.

Augener H. 1918. — Polychaeta. *Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna West-Afrikas* 2 (2): 67-627, 7 pls.

Ausseuil Badié J. & Monteillet J. 1985. — Incidence des variations climatiques récentes enregistrées par la microfaune et la macrofaune des estuaires du Sénégal et du Saloum. *Océanographie tropicale* 20 (2) : 151-160.

Bouchet P. 1977. — Distribution des mollusques dans les mangroves du Sénégal. *Malacologia* 16 (1) : 67-74.

Bouchet P., Nicklès M. & Rosso J. C. 1982. — *Bibliographie malacologique ouest-africaine*. Luis Pisani Burnay, Lisbonne, 40 p.

Carcasson R. H. 1964. — A Preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *East African Wildlife Journal* 2: 122-157.

Cosel R. von 1993. — *Aspects zoogéographiques des mollusques bivalves de l'Atlantique tropical vus à partir de l'Afrique occidentale*. Thèse d'habilitation à diriger des recherches, Université de Bretagne occidentale, Brest, France, 71 p.

Cosel R. von en préparation. — Sea shells of tropical West Africa. Marine bivalve mollusca from Rio de Oro to Southern Angola. *Faune et Flore tropicales*.

Cumberlidge N. 1999. — The Freshwater crabs of West Africa. *Faune et Flore tropicales* 34, 320 p.

Diamond A. W. & Hamilton A. C. 1980. — The Distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. *Journal of the Zoological Society of London* 191: 379-402.

Diop S. 1990. — *La Côte ouest-africaine du Saloum (Sénégal) à la Mellacorée (Rép. de Guinée)*. ORSTOM, Paris, 379 p., 6 pls. (Études et thèses).

Djangmah J. S., Davenport J. & Shumway S. E. 1980. — Oxygen consumption of the West African blood clam *Anadara senilis*. *Marine Biology* 56 (3): 213-217.

Djangmah J. S., Gabbott P. A. & Wood J. E. 1978. — Physico-chemical characteristics and oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 60 B: 245-250.

Djangmah J. S. & Wood J. E. 1977. — Oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis*. *Biochemistry Society Transactions* 5: 1478-1480.

Eckman S. 1953. — *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson, London, 417 p.

Élouard P. 1974. — Écologie des mollusques de la lagune de Fadioute (Sénégal) et de son homologue fossile de Mbodiène (5500 ans avant nos jours). *Haliotis* 4 (1-2) : 153-166.

Élouard P. & Rosso J. C. 1977. — Biogéographie et habitat des mollusques actuels laguno-marins du delta du Saloum (Sénégal). *Géobios* 10 (2) : 275-299.

Forest J. 1956. — Sur une collection de Paguridae de la Côte-de-l'Or. *Proceedings of the Zoological Society of London* 126 (3): 335-367.

Forest J. 1958. — Les Crustacés anomoures du Musée Royal du Congo Belge. *Revue de Zoologie et de Botanique africaines* 58 (1-2) : 143-168.

Forest J. 1966. — Crustacés Décapodes : Pagurides, *in* Campagne de *La Calypso* dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956), 17. *Annales de l'Institut océanographique* 44 : 125-172.

Gomez M. 1978. — *Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet*. Thèse de doctorat de spécialité, Université nationale de Côte-d'Ivoire, Abidjan, Côte-d'Ivoire, 108 p.

Hamilton A. C. 1976. — The Significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: a review: 63-97, *in* Van Zidderen Baker E. M. (ed), *Palaeoecology of Africa and of the Surrounding Islands and Antarctica*, 9. Balkema, Rotterdam.

Hamilton A. C. 1982. — *Environmental History of East Africa, a Study of the Quaternary*. Academic Press, London, 328 p.

Hill M. B. 1967.— The life cycle and salinity tolerance of the serpulids *Merceriella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) at Lagos, Nigeria. *Journal of Animal Ecology* 36: 303-321.

Hugueny B. & Lévêque C. 1994. — Freshwater fish zoogeography in West Africa: faunal similarities between river basins. *Environmental Biology of Fishes* 39: 365-380.

Hunter J. B. 1969. — A Survey of the oyster population of the Freetown River Sierra Leone with notes on the ecology, cultivation and possible utilization of mangrove oysters. *Tropical Science* 2: 278-285.

Intès A. & Le Loeuff P. 1984. — Les Annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. III : Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunisticoclimatiques dans le golfe de Guinée. *Océanographie tropicale* 19 (1) : 3-24.

Jones D. A. 1984. — Crabs of the mangal ecosystem: 89-109, *in* Por F. D. & Dor I. (eds), *Hydrobiology of the Mangal, the Ecosystem of the Mangrove Forest*. Dr W. Junk, The Hague.

Kamara A. B. 1982. — Preliminary studies to culture mangrove oyster *Crassostrea tulipa* in Sierra Leone. *Aquaculture* 27 (3): 283-294.

Lang J. & Paradis G. 1977. — Un exemple d'environnement sédimentaire bio-détritique non carbonaté marin continental, holocène, en climat intertropical : le domaine margino-littoral du Bénin méridional (ex-Dahomey). *Revue de Géographie physique et de Géologie dynamique* 19 (3) : 295-312.

Le Loeuff P. 1999. — La macrofaune benthique : 85-98, *in* Cormier-Salem M. C. (éd.), *Les Rivières du Sud. Sociétés et mangroves ouest-africaines,* IRD, Paris.

Le Loeuff P. & Cosel R. von 1998. — Biodiversity patterns of the marine benthic fauna on the Atlantic coast of tropical Africa in relation to hydroclimatic conditions and paleogeographic events. *Acta Oecologica* 19 (3): 309-321.

Le Loeuff P. & Zabi S. G. F. 1993. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Troisième partie : discussion et conclusions. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26 (2) : 127-137.

Leroux M. 1983. — *Le climat de l'Afrique tropicale*. Champion, Paris, 633 p., 250 cartes.

Lévy A. 1970. — *Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux*. Thèse de doctorat d'État, Université de Paris VI, Paris, France, 396 p.

L'Hôte Y. & Mahé G. 1996. — Afrique de l'Ouest et centrale, carte des précipitations moyennes annuelles (période 1951-1989). ORSTOM, Paris.

Lozouet P. 1986. — *Les gastéropodes prosobranches de l'oligocène supérieur du bassin de l'Adour (systématique, paléoenvironnements, paléoclimatologie, paléobiogéographie)*. Thèse de doctorat d'État, École Pratique des Hautes Études, Paris, France, 475 p.

Maley J. 1983. — Histoire de la végétation et du climat de l'Afrique nord-tropicale au Quaternaire récent. *Bothalia* 14 : 377-389.

Maley J. 1987. — Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeecology of Africa* 18: 307-334.

Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306, 379 p.

Maslin J. L. 1986. — *Démographie et production d'une population de mollusques lamellibranches en milieu lagunaire (Afrique de l'Ouest).* Thèse de doctorat d'État, Université de Lyon I, Lyon, France, 116 p. + annexes.

Mayr E. & O'Hara R. J. 1986. — The Biogeographic evidence supporting the pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55-67.

Monteillet J. & Plaziat J. C. 1979. — Le Milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Gambie. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 41 (3) A : 443-474.

Monteillet J. & Plaziat J. C. 1980. — Le Milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Casamance. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 42 (1) A : 70-95.

Monteillet J. & Rosso J. C. 1977. — Répartition de la faune testacée actuelle (mollusques et crustacés cirripèdes) dans la basse vallée et le delta du Sénégal. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 39 (4) A : 788-820.

Moore P. D. 1990. — Ups and downs in the Sahel. *Nature* 343: 414-415.

Okera W. 1976. — Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Marine Biology* 38: 217-229.

Oyenekan J. A. 1979. — The Ecology of the genus *Pachymelania* in Lagos lagoon. *Archiv für Hydrobiologie* 86 (4): 515-522.

Pagès J. & Debenay J. P. 1987. — Évolution saisonnière de la salinité de la Casamance. Description et essai de modélisation. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 20 (3-4) : 203-217.

Pagès J., Debenay J. P. & Lebrusq J. Y. 1987. — L'Environnement estuarien de la Casamance. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 20 (3-4) : 191-202.

Perrot R. A. & Street-Perrot F. A. 1982. — New evidence for a late Pleistocene wet phase in northern intertropical Africa. *Palaeoecology of Africa* 14: 57-73.

Plaziat J. C. 1982. — Introduction à l'écologie des milieux de transition eau douce-eau salée pour l'identification des paléoenvironnements correspondants. Critique de la notion de domaine margino-littoral. *Mémoires de la Société géologique de France,* nouvelle série, 144 : 187-206.

Plaziat J. C. 1984. — Mollusk distribution in the mangal: 111-143, *in* Por F. D. & Dor I. (eds), *Hydrobiology of the Mangal, the Ecosystem of the Mangrove Forest.* Dr W. Junk, The Hague.

Sandison E. E. 1966. — The Effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Gryphea gasar* ([Adanson] Dautzenberg) in Lagos Harbour, Nigeria. *Journal of Animal Ecology* 35: 379-389.

Servant M. 1983. — *Séquences continentales et variations climatiques : évolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur.* ORSTOM, Paris, 570 p. (Travaux et Documents ; 159).

Servant M. & Servant-Vildary S. 1980. — L'Environnement quaternaire du bassin du Tchad : 133-162, *in* Williams F. M. & Faure H. (eds), *The Sahara and the Nile.* Balkema, Rotterdam.

Sevrin-Reyssac J. & Richer de Forges B. 1985. — Particularités de la faune ichtyologique dans un milieu sursalé du parc national du banc d'Arguin (Mauritanie). *Océanographie tropicale* 20 (1) : 85-90.

Tastet J. P. & Guiral D. 1994. — Géologie et sédimentologie : 35-57, *in* Durand J. R., Dufour P., Guiral D. & Zabi S. G. F. (eds), *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire.* Tome II : *Les Milieux lagunaires.* ORSTOM, Paris.

Tixerant G. 1974. — *Contribution à l'étude de la biologie du maigre ou courbine sur la côte mauritanienne,* Argyrosomus regius *Asso* = Sciaena aquila *Lacépède (Famille : Sciaenidae).* Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille, France, 146 p.

Van Damme D. 1984. — *The Freshwater Mollusca of Northern Africa: Distribution, Biogeography and Palaeoecology.* Dr W. Junk, The Hague, 164 p.

Van Zidderen Baker E. M. 1982. — African palaeoenvironments 18 000 yrs BP. *Palaeoecology of Africa* 15: 77-99.

Wolff W. J., Gueye A., Meisbom A., Piersma T. & Sall M. A. 1987. — Distribution, biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L.) (Mollusca: Bivalvia) on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Netherlands Journal of Sea Research* 21 (3): 243-253.

Yankson R. 1982. — Gonad maturation and sexuality in the West African bloody cockle, *Anadara senilis* (L.). *Journal of Mollusc Studies* 28: 294-301.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1992. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Première partie : biologie et écologie des espèces. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 25 (3) : 207-249.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1993. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Deuxième partie : peuplements et biotopes. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26 (1) : 19-51.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1994. — La Macrofaune benthique : 189-227, *in* Durand J. R., Dufour P., Guiral D. & Zabi S. G. F. (eds), *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire.* Tome II : *Les Milieux lagunaires.* ORSTOM, Paris.

Soumis le 5 janvier 1998 ;
accepté le 2 mars 1999.